ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 41, 5, 2007

УДК 576.89 + 591.557

КОМПОНЕНТНЫЕ СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТОВ ХАРИУСА THYMALLUS THYMALLUS (L.) (SALMONIFORMES, THYMALLIDAE) И ГОЛЬЯНА PHOXINUS PHOXINUS (L.) (CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE) ИЗ РЕКИ ПЕЧОРА

© Г. Н. Доровских, В. Г. Степанов, А. В. Вострикова

Сыктывкарский государственный университет
Октябрьский пр., 55, Сыктывкар, 167000
dorovsk@syktsu.ru

Поступила 26.03.2007

Рассмотрены сообщества паразитов хариуса и гольяна. Они различаются по числу видов в них и тем, что в сообществе паразитов гольяна вид доминант 1, в сообществе паразитов хариуса — чаще 2. В первом случае это аллогенный вид, во втором — автогенные виды. Различны и значения индексов видового разнообразия, характеризующие эти сообщества. Выявленные различия сообществ паразитов хариуса и гольяна подчеркивают положение хозяев в гидробиоценозе. В сообществах паразитов обоих видов хозяев лидируют виды специалисты. Это характерно для сообществ паразитов рыб бореального предгорного фаунистического комплекса. Сообщества паразитов и того и другого хозяина состоят из 3 групп видов, выделенных по соотношению их биомасс, что указывает на их формирование путем согласования биомасс входящих в их состав видов.

Теоретические основы изучения многовидовых совокупностей паразитов и их сообществ заложены в 1920—1950-х годах (Скрябин, 1928; Павловский, 1934; Догель, 1947; Беклемишев, 1951). В 1960-х годах начались исследования паразитарных сообществ за рубежом (Holmes, 1961; Holmes, Price, 1986). Однако интерес к изучению многовидовых совокупностей паразитов и их сообществ по-прежнему остается высоким (Пугачев, 1999; Жохов, 2003; Русинек, 2005). В этих работах учитывают число особей многоклеточных паразитов и для описания их сообществ используют статистические индексы видового разнообразия (Мэгарран, 1992). Индексы, позволяя охарактеризовать сообщество, не дают возможности вскрыть механизм его формирования, раскрыть взаимоотношения видов в его составе. Поэтому при описании паразитарных сообществ рекомендовано использовать не только число особей паразитов в их составе, но и биомассу или условную биомассу паразитов, а также учитывать и одноклеточных паразитов (Доровских, 2002, 2005; Доровских, Голикова, 2004; Голикова, 2005). Предложен графический способ отражения структуры сообщества и количественная оценка ее состояния (Доровских, 2002).

Под сообществом понимается «совокупность совместно обитающих организмов разных видов, представляющая собой экологическое единство» (Биологический..., 1986: с. 595). В таком смысле сообщество может включать как организмы всех трофических уровней, так и только консументов (Несис, 1977), каковыми являются паразиты. В работе использованы следующие понятия (Пугачев, 1999): «компонентное сообщество» — группа видов паразитов, населяющая популяцию хозяина; «автогенные виды» — виды, заканчивающие жизненный цикл в пределах гидробиоценоза; «аллогенные виды» — используют рыб и беспозвоночных как промежуточных хозяев, завершая развитие в птицах и млекопитающих, либо в позвоночных, в основном связанных с сушей; «виды специалисты» — виды, встречающиеся только у рыб одного вида, рода или даже семейства; «виды генералисты» — обычно приурочены к нескольким родам или семействам рыб.

Условная биомасса — среднее геометрическое из произведения максимальных значений длины, ширины и высоты тела паразита данного вида, умноженное на число найденных его особей.

Цель работы — на примере компонентных сообществ паразитов двух видов рыб, различных по своему систематическому положению и биологии, показать единообразие их организации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала произведен по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985) из верхнего течения р. Печоры в районе (58°28′05″ в. д., 62°03′41″ с. ш.) впадения в нее р. Гаревки (левый приток). Всего вскрыто 60 экз. хариуса и 105 экз. гольяна. Даты сбора материала и объемы выборок указаны в соответствующих таблицах.

Для описания сообществ использованы:

1) индекс разнообразия компонентных сообществ Шеннона

$$H_p = -\Sigma\, p_{i1} \ln p_{i1}, \quad H_b = -\Sigma\, p_{i2} \ln p_{i2};$$

2) индекс выравненности видов в сообществе по обилию

$$E_p = H_p/\ln S, \quad E_b = H_b/\ln S;$$

3) индекс доминирования Бергера-Паркера

$$d_p = N_{max}/N_T, \quad d_b = B_{max}/B_T,$$

где N_T — общее количество особей паразитов всех видов в сообществе, для миксоспоридий — цист; N_{max} — число особей доминантного вида; B_T — общая биомасса или условная биомасса всех особей паразитов всех видов в сообществе; B_{max} — биомасса или условная биомасса всех особей доминантного вида; S — количество видов; n_i — число особей i-го вида; b_i — биомасса или условная биомасса i-го вида; p_{i1} — относительное обилие i-го вида, равное n_i/N_T и p_{i2} — относительное обилие i-го вида, равное b_i/B_T.

Количественная оценка состояния структуры компонентного сообщества получена вычислением ошибок уравнений регрессии для всех групп видов в отдельности с последующим их суммированием (Доровских, 2002). При построении графиков применены натуральные логарифмы. Нумерация видов в сообществах произведена от вида с максимальной условной биомассой к виду с ее минимальным значением.

Таблица 1

Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса

Table 1. Characteristic of the component communities of parasites from *Thymallus thymallus*

Показатели	Даты лова рыбы			
	25—31.07.2002	09—10.08.2002	01, 02.08.2003	15.08.2003
Исследовано рыб, экз.	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	9	9	9	10
Общее число особей паразитов	1778	1999	750	788
Общее значение условной биомассы	838.3	914.0	575.7	495.1
Количество автогенных видов	7	7	8	9
Количество аллогенных видов	2	2	1	1
Доля особей автогенных видов	0.967	0.970	0.911	0.961
Доля биомассы автогенных видов	0.990	0.990	0.983	0.991
Доля особей аллогенных видов	0.033	0.030	0.089	0.039
Доля биомассы аллогенных видов	0.010	0.010	0.017	0.009
Количество видов специалистов	4	5	6	5
Доля особей видов специалистов	0.956	0.951	0.889	0.940
Доля биомассы видов специалистов	0.948	0.923	0.919	0.836
Количество видов генералистов	5	4	3	5
Доля особей видов генералистов	0.044	0.049	0.111	0.060
Доля биомассы видов генералистов	0.052	0.077	0.081	0.164
Доминантный вид по числу особей	*Myxobolus neurobius*	*Myxobolus neurobius*	*Cystidicoloides tennuissima*	*Mycobolus neurobius*
Доминантный вид по значению биомассы	*Cystidicoloies tennuissima*	*Cystidicoloides tennuissima*	*Cystidicoloides tennuissima*	*Cystidicoloides tennuissima*
Характеристика доминантного вида	ав/с; ав/с	ав/с; ав/с	ав/с	ав/с; ав/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.611	0.656	0.512	0.557
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.613	0.577	0.759	0.635
Выравненность видов по числу особей	0.479	0.460	0.611	0.452
Выравненность видов по биомассе	0.477	0.507	0.449	0.507
Индекс Шеннона по числу особей	1.053	1.010	1.342	1.041
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.049	1.114	0.987	1.166
Сумма ошибок уравнений регрессии	0.232	0.272	0.349	

Примечание. ав — автогенные виды, ал — аллогенные виды, с — виды специалисты, г — виды генералисты.

Описание сообществ продемонстрируем на примере компонентного сообщества паразитов хариуса. В табл. 1 приведены значения индексов, подсчитанных по данным о числе и условной биомассе особей, найденных видов паразитов у хариуса из р. Печоры. В табл. 2 даны размеры тела и ло-

Таблица 2

Приведенные линейные размеры (мм) паразитов хариуса

Table 2. Linear dimensions (mm) of the parasites of *Thymallus thymallus*

Виды паразитов	Средние размеры			l	25—31.07.2002		09—10.08.2002		01, 02.08.2003		15.08.2003	
	L	B	H		N	ln (lN)	N	ln (lN)	N	ln (lN)	N	ln (lN)
Myxobolus neurobius	0.20	0.200	0.20	0.20	1087	5.38	1312	5.57	162	3.48	439	4.48
Tetraonchys borealis f. *typica*	1.25	0.55	0.12	0.44	159	4.24	103	3.80	105	3.61	19	2.11
Tetraonchys borealis f. *minor*	0.50	0.20	0.06	0.19	9	0.52	16	1.09	5	−0.07	3	−0.58
Triaenophorus nodulosus	380.00	6.00	1.70	15.71	0	—	0	—	0	—	3	3.85
Proteocephalus thymalli	50.00	1.40	0.38	2.99	0	—	2	1.79	3	2.19	1	1.09
Crepidostomum farionis	6.00	1.50	0.48	1.63	15	3.20	37	4.10	5	2.10	1	0.49
Phyllodistomum simile	2.50	1.30	0.42	1.11	1	0.10	1	0.10	0	—	2	0.80
Diplostomum helveticum l.	0.46	0.21	0.07	0.19	7	0.27	9	0.52	0	—	0	—
D. spathaceum l.	0.39	0.16	0.05	0.15	43	1.85	51	2.02	67	2.29	31	1.52
Cystidicoloides tennuissima	14.86	0.31	031	1.13	456	6.24	468	6.27	388	6.08	279	5.75
Raphidascaris acus	36.00	0.69	0.69	2.58	0	—	0	—	11	3.35	10	3.25
Neoechinorhynchus rutili	12.00	1.68	1.68	3.24	1	1.17	0	—	0	—	0	—
Salmincola thymalli	5.00	2.70	2.60	3.27	0	—	0	—	4	2.57	0	—

Примечание. L — длина тела паразита (для миксоспоридий — цисты), B — вершина, H — высота тела, N — число найденных особей паразита определенного вида (для миксоспоридий — цист), l — приведенный линейный размер, ln (lN) — натуральный логарифм произведения l × N.

гарифмы условных биомасс паразитов хариуса. На основе последних данных построены графики (рис. 1). Теоретические критические уровни отсчитываются от вида с максимальным значением условной биомассы путем деления ее на 15.15, полученное значение вновь делим на 15.15 и т. д. (Жирмунский, Кузьмин, 1990). Отсчет границ названных интервалов производится от величины биомассы вида — доминанта, так как именно популяционные свойства доминантов определяют функциональные свойства сообществ (Данилов, Шварц, 1972). Таким образом, каждая из групп видов в сообществе паразитов рыб занимает интервал, равный 15-кратной разнице между максимально и минимально возможными величинами биомасс видов, составляющих эту группу сообщества.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У хариуса нашли 13 видов паразитов (табл. 3). Наиболее высокий индекс обилия характерен для *Myxobolus neurobius* и *Cystidicoloides tennuissima*. Последние два вида и являются лидерами в сообществе паразитов хариуса.

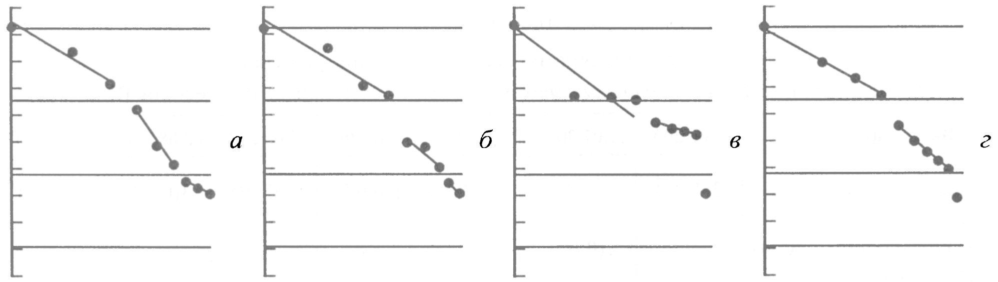

Рис. 1. Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса.

Рыба отловлена: *а* — 25—31.07.2002; *б* — 01—02.08.2003; *в* — 09—10.08.2002; *г* — 15.08.2003. По оси абсцисс — натуральные логарифмы порядковых номеров последовательных (по значениям условных биомасс) членов ряда; по оси ординат — упорядоченный ряд значений условных биомасс видов, образующих компонентное сообщество. Прямые, параллельные оси абсцисс — теоретически рассчитанные критические уровни.

Fig. 1. Variational curves of the related biomasses of parasites from *Thymallus thymallus*.

Первый, за исключением 1 и 2 августа 2003 г., доминирует по числу особей, второй — по биомассе и 1—2 августа 2003 г. еще и по числу особей. В сообществе паразитов хариуса преобладают автогенные виды и виды специалисты. Величины индексов доминирования и выравненности видов невелики, индекса Шеннона — близки единице или несколько выше (табл. 1). В конце июля 2002 г. значения индексов видового разнообразия, рассчитанных по числу особей и их биомассе, почти не различались. К середине августа 2003 г. различия значений индексов сравниваются с таковыми за 9 и 10 чис-

Таблица 3

Паразитофауна хариуса из верхнего течения р. Печоры

Table 3. Parasite fauna of *Thymallus thymallus* from the upstream of the Pechora River

Виды паразитов	Дата вылова рыбы			
	25—31.07.2002	90, 10.08.2002	01, 02.08.2003	15.08.2003
Myxobolus neurobius Schuberg et Schroder, 1905	8(72.47)	7(87.47)	7(10.80)	5(29.27)
Tetraonchys borealis (Olsson, 1893), f. *typica*	14(10.60)	14(6.87)	12(7.00)	4(1.27)
Tetraonchys borealis (Olsson, 1893) f. *minor* Pugachev, 1983	3(0.60)	5(1.07)	4(0.33)	2(0.20)
Triaenophorus nodulosus (Pallas, 1781)	—	—	—	1(0.20)
Proteocephalus thymalli (Annenkowa-Chlopina, 1923)	—	2(0.13)	3(0.20)	1(0.07)
Crepidostomum farionis (Mueller, 1780)	5(1.00)	6(2.47)	5(0.33)	1(0.07)
Phyllodistomum simile Nybelin, 1926	1(0.07)	1(0.07)	—	2(0.13)
Diplostomum helveticum Dubois, 1929 larvae	2(0.47)	3(0.60)	—	—
D. spathaceum (Rudolphi, 1819) larvae	12(2.87)	12(3.40)	13(4.47)	13(2.07)
Cystidicoloides tennuissima (Zeder, 1800)	15(30.40)	15(31.20)	15(25.87)	15(18.60)
Raphidascaris acus (Bloch, 1779)	—	—	2(0.73)	5(0.67)
Neoechinorhynchus rutili (Müller, 1780)	1(0.07)	—	—	—
Salmincola thymalli (Kessler, 1868)	—	—	3(0.27)	—

Примечание. Перед скобками — число зараженных этим видом паразита рыб, в скобках — индекс обилия (число особей паразита на одну вскрытую рыбу).

Таблица 4

Паразитофауна гольяна из верхнего течения р. Печоры

Table 4. Parasite fauna of *Phoxinus phoxinus* from the upstream of the Pechora River

Виды паразитов	18.06.2004	21.07.2001	24.07.2002	30.07.2004	03.08.2003	08.08.2002	15.08.2003
Myxidium rhodei Leger, 1905	2(1.27)	—	2(0.33)	1(0.07)	1(0.20)	3(0.33)	3(0.27)
M. macrocapsulare Auerbach, 1910	—	1(0.07)	—	—	—	—	—
Myxobolus cybinae Mitenev, 1971	—	—	—	—	1(0.13)	—	—
M. bramae Reuss, 1906	—	—	—	—	—	—	3(0.27)
M. musculi Keysselitz, 1908	3(0.20)	—	1(0.13)	1(0.13)	2(0.33)	—	4(0.33)
M. albovae Krassilnikova in: Schulman, 1966	—	—	—	—	—	—	—
M. lomi Donec et Kulakowskaja, 1962	3(0.47)	—	—	—	—	—	4(0.67)
Trichodina sp.	+	+	+	+	—	—	—
Dactylogyrus borealis Nybelin, 1936	3(0.27)	1(0.07)	8(1.87)	1(0.07)	2(0.27)	2(0.67)	4(1.20)
Pellucidhaptor merus (Zaika, 1961)	—	—	?(0.13)	—	—	—	—
Gyrodactylus aphyae Malmberg, 1957	?(35.67)	?(0.20)	?(5.67)	?(0.67)	1(0.13)	?(2.47)	?(1.4)
G. macronychus Malmberg, 1957	?(7.13)	—	?(0.27)	1(0.07)	—	1(0.07)	—
G. laevis Malmberg, 1957	?(0.13)	—	—	1(0.07)	—	—	1(0.07)
G. limneus Malmberg, 1964	?(1.73)	?0.13)	?(0.33)	—	—	?(0.13)	?(0.20)
G. pannonicus Molnar, 1968	?(0.13)	—	—	—	—	—	?(0.27)
G. magnificus Malmberg, 1957	?(2.40)	—	—	—	—	—	—
Allocreadium isoporum (Looss, 1894)	—	1(0.07)	—	1(0.07)	—	—	—
Phyllodistomum folium (Olbers, 1926)	2(0.20)	4(0.33)	2(0.27)	1(0.13)	3(0.40)	3(0.27)	3(0.27)
Diplostomum phoxini Faust, 1918 larvae	15(242.67)	15(262.33)	15(374.73)	15(74.763)	15(184.13)	15(263.20)	15(399.93)
Apatemon sp. larvae	—	6(2.60)	—	—	—	3(1.53)	—
Rhabdochona phoxini Moravec, 1968	2(0.13)	—	4(0.67)	1(0.07)	—	—	1(0.07)
Philometra abdominalis Nybelin, 1928	—	—	—	—	—	—	1(0.07)
Raphidascaris acus (Bloch, 1779) larvae	11(4.33)	3(0.47)	9(1.60)	13(3.20)	11(2.13)	5(0.53)	5(0.47)
Neoechinorhynchus rutili (Müller, 1780)	8(0.80)	3(0.27)	5(0.80)	1(0.07)	2(0.13)	3(0.20)	5(0.40)

Таблица 5

Характеристика компонентных сообществ паразитов гольяна

Table 5. Characteristic of the component communities of parasites from *Phoxinus phoxinus*

Показатели	Даты вылова рыбы						
	18.06.2004	21.07.2001	24.07.2002	30.07.2004	03.08.2003	08.08.2002	15.08.2003
Исследовано рыб	15	15	15	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	15	10	12	12	9	10	15
Общее число особей паразитов	4463	3998	5802	1190	2821	4041	6088
Общее значение условной биомассы	737.9	620.2	915.6	182.9	435.4	628.1	966.8
Количество автогенных видов	14	8	11	11	8	8	14
Количество аллогенных видов	1	2	1	1	1	2	1
Доля особей автогенных видов	0.184	0.006	0.031	0.058	0.021	0.017	0.015
Доля биомассы автогенных видов	0.242	0.013	0.059	0.061	0.028	0.028	0.049
Доля особей аллогенных видов	0.816	0.994	0.969	0.942	0.979	0.983	0.985
Доля биомассы аллогенных видов	0.758	0.987	0.941	0.939	0.972	0.972	0.951
Количество видов специалистов	10	4	7	6	4	5	8
Доля особей видов специалистов	0.977	0.986	0.992	0.954	0.983	0.989	0.995
Доля биомассы видов специалистов	0.962	0.974	0.980	0.958	0.979	0.980	0.965
Количество видов генералистов	5	6	5	6	5	5	7
Доля особей видов генералистов	0.023	0.014	0.008	0.046	0.017	0.011	0.005
Доля биомассы видов генералистов	0.038	0.026	0.020	0.042	0.021	0.020	0.035
Доминантный вид по числу особей	*Diplostomum phoxini*	*Diplostomum phoxini*	*Diplostomum phoxini*	*Diplostomum phoxini*	*Diplostomum phoxini*	*Diplostomum phoxini*	*Diplostomum phoxini*
Доминантный вид по значению биомассы	То же	То же	То же	То же	То же	То же	То же
Характеристика доминантного вида	ал/с	ал/с	ал/с	ал/с	ал/с	ал/с	ал/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.816	0.984	0.969	0.942	0.979	0.977	0.985
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.758	0.972	0.941	0.939	0.972	0.963	0.951
Выравненность видов по числу особей	0.264	0.045	0.077	0.116	0.061	0.065	0.041
Выравненность видов по биомассе	0.325	0.071	0.133	0.135	0.083	0.096	0.109
Индекс Шеннона по числу особей	0.716	0.103	0.192	0.289	0.134	0.149	0.110
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.880	0.164	0.330	0.334	0.181	0.222	0.294
Сумма ошибок уравнений регрессии	0.159	0.078	0.170	0.095	0.173	0.179	0.248

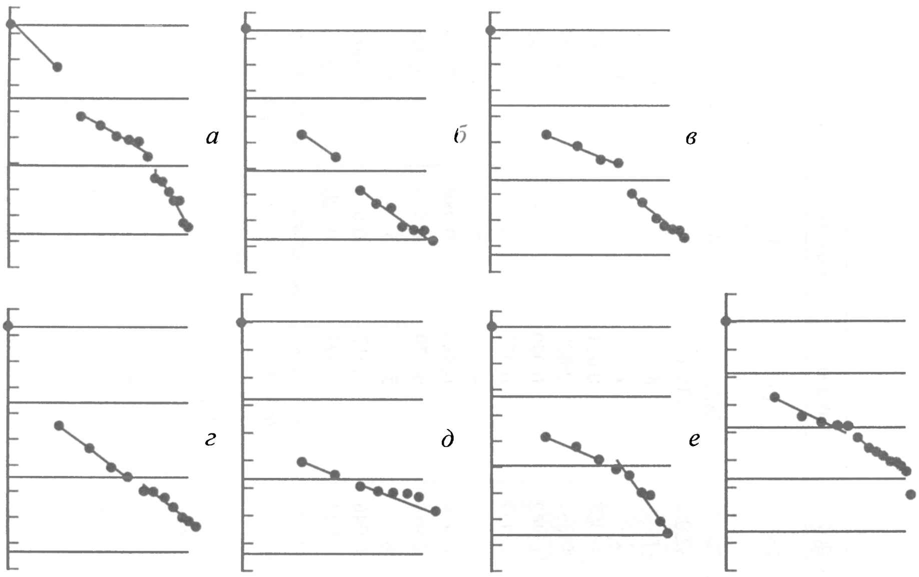

Рис. 2. Вариационные кривые условных биомасс паразита гольяна.

Рыба отловлена: *а* — 18.06.2004; *б* — 21.07.2001; *в* — 24.07.2002; *г* — 30.07.2004; *д* — 01—03.08.2003; *е* — 08.08.2002; *з* — 15.08.2003. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. Variational curves of the related biomasses of parasites from *Phoxinus phoxinus*.

ла этого месяца в 2002 г. В начале августа 2003 г. сообщество паразитов характеризуется наибольшей разницей значений индексов, рассчитанных по числу особей и их биомассе.

В 2002 г. по сравнению с 2003 г. на хариусе было значительно больше особей паразитов и их биомасса. Тем не менее во второй декаде августа обоих лет на хариусе возрастало число особей паразитов и становились близкими различия в значениях индексов видового разнообразия. Видимо, от июля к середине августа и далее идет заселение хозяина новыми генерациями паразитов и восстановление структуры их сообщества.

«Графическая» структура компонентного сообщества паразитов хариуса во все периоды исследования представлена тремя группами видов (рис. 1). Сумма ошибок уравнений регрессии, описывающих расположение точек биомасс видов, составляющих сообщество, ниже критического значения в конце июля 2002 г. и в середине августа 2003 г. (табл. 1).

У гольяна нашли 24 вида паразитов (табл. 4). В составе паразитофауны гольяна от июня к началу августа число видов постепенно снижалось, а затем к середине августа вновь возрастало. Наименьшее число видов паразитов у гольяна было в первой декаде августа, наибольшее — в середине июня и августа (табл. 5). Наивысшая встречаемость и индекс обилия отмечены для *Diplostomum phoxini* (табл. 4). Последний доминирует в сообществе, в котором по числу особей и биомассе преобладают аллогенные виды, по числу видов — автогенные виды. Виды генералисты уступают видам специалистам и по доле особей, и по биомассе (табл. 5).

Сообщество отличается высокими значениями индексов доминирования и низкими — индексов выравненности видов и Шеннона. Наибольшая разница значений индексов видового разнообразия, подсчитанных по числу особей и биомассе паразитов, отмечена в середине июня и августа, наи-

Таблица 6

Приведенные линейные размеры паразитов гольяна

Table 6. Linear dimensions (mm) of the parasites of *Phoxinus phoxinus*

Виды паразитов	l	18.06.2004		21.07.2001		24.07.2002		30.07.2004		03.08.2003		08.08.2002		15.08.2003	
		N	ln(lN)	N	ln(lN)	N	ln(lN)	N	ln(lN)	N	ln(lN)	N	ln(lN)	N	ln(lN)
Myxidium rhodei	0.38	19	1.97	0	—	5	0.64	1	−0.97	3	0.13	5	0.64	4	0.41
M. macrocapsulare	0.27	0	—	1	−1.30	0	—	0	—	0	—	0	—	0	—
Myxobolus cybinae	0.33	0	—	0	—	0	—	0	—	2	−0.41	0	—	0	—
M. bramae	0.90	0	—	0	—	0	—	0	—	0	—	0	—	4	2.89
M. musculi	0.24	3	−0.32	0	—	2	−0.73	2	−0.73	5	0.19	0	—	5	0.19
M. albovae	0.50	0	—	0	—	0	—	0	—	0	—	0	—	0	—
M. lomi	0.25	7	0.55	0	—	0	—	0	—	0	—	0	—	10	0.91
Dactylogyrus borealis	0.26	4	0.04	1	−1.35	28	1.99	1	−1.35	4	0.04	10	0.81	18	1.54
Pellucidhaptor merus	0.33	0	—	0	—	2	−0.41	0	—	0	—	0	—	0	—
Gyrodactylus aphyae	0.22	535	4.75	3	−0.43	85	2.91	10	0.77	2	−0.84	37	2.08	21	1.52
G. macronychus	0.16	107	2.84	0	—	4	−0.45	1	−1.83	0	—	1	−1.71	0	—
G. laevis	0.13	2	−1.35	0	—	0	—	1	−2.05	0	—	0	—	1	−2.06
G. limneus	0.15	26	1.36	2	−1.21	5	−0.29	0	—	0	—	2	−1.21	3	−0.80
G. pannonicus	0.15	2	−1.21	0	—	0	—	0	—	0	—	0	—	4	−0.51
G. magnificus	0.22	36	2.06	0	—	0	—	0	—	0	—	0	—	0	—
Phyllodistomum folium	0.23	3	−0.38	5	0.14	4	−0.09	2	−0.78	6	0.32	4	−0.09	4	−0.09
Allocreadium isoporum	0.18	0	—	1	−1.70	0	—	1	−1.70	0	—	0	—	0	—
Diplostomum phoxini	0.15	3640	6.32	3935	6.40	5621	6.76	1121	5.15	2762	6.05	3948	6.41	5999	6.82
Apatemom sp.	0.24	0	—	39	2.23	0	—	0	—	0	—	23	1.70	0	—
Rhabdochona phoxini	0.77	2	0.43	0	—	10	2.04	1	−0.26	0	—	0	—	1	−0.26
Philometra abdominalis	4.93	0	—	0	—	0	—	0	—	0	—	0	—	1	1.60
Raphidascaris acus	0.11	65	1.92	7	−0.31	24	0.92	48	1.62	32	1.21	8	−0.18	7	−0.31
Neoechinorhynchus rutili	1.07	12	2.55	4	1.45	12	2.55	1	0.07	2	0.76	3	1.17	6	1.86

меньшая — в самом конце июля и начале августа (табл. 5). В эти же сроки на рыбе найдено наибольшее и наименьшее число особей паразитов и их биомассы соответственно.

«Графическая» структура сообщества паразитов гольяна состоит из 3 групп видов, выделенных по соотношению их условных биомасс, 15 августа 2003 г. — из 4 (рис. 2; табл. 6). Сумма ошибок уравнений регрессии, описывающих расположение точек биомасс видов, вошедших в сообщество в середине августа, приближается к критическому значению (табл. 4), во всех остальных случаях оно значительно ниже.

Состояния разбираемого сообщества в середине июня, в конце июля—начале августа и в середине августа различны. В конце июня часть паразитов заканчивает яйцекладку или отрождение молоди, как например *Philometra abdominalis* (Определитель..., 1987). Личиночные стадии паразитов, использующих гольяна в качестве промежуточного хозяина, достигают максимальных размеров. Позже бо́льшая часть особей паразитов, закончив жизненный цикл, отмирает. В августе наряду с особями паразитов прошлой генерации появляются особи паразитов новой генерации. Видимо, в конце июня сообщество паразитов гольяна находится в начале фазы разрушения, в середине августа — в стадии формирования (Доровских, Голикова, 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотренные сообщества паразитов различаются и по числу видов в них, и тем, что в сообществе паразитов гольяна вид доминант 1, а в сообществе паразитов хариуса — чаще 2. В первом случае это аллогенный вид, во втором — автогенные виды. Различны значения индексов видового разнообразия, характеризующие эти сообщества. Выявленные особенности сообществ паразитов хариуса и гольяна подчеркивают положение хозяев в гидробиоценозе. В то же время в сообществах паразитов обоих видов хозяев лидируют виды специалисты, что характерно для сообществ паразитов рыб бореального предгорного фаунистического комплекса (Пугачев, 1984). Эти сообщества состоят из трех групп видов, выделенных по соотношению их биомасс. Только 15 августа 2003 г. в сообществе паразитов гольяна выделялась 4-я группа (рис. 2, *ж*), представленная *Gyrodactylus laevis*, что связано с появлением новой генерации паразитов. Единообразие «графической» структуры сообществ паразитов рассмотренных видов рыб указывает на их формирование путем согласования биомасс, входящих в их состав видов.

Список литературы

Беклемишев В. Н. О классификации биоценотических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56, вып. 5. С. 3—30.

Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М. С. Гиляров; Редкол.: А. А. Баев, Г. Г. Винберг, Г. А. Заварзин и др. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.

Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 122 с.

Голикова Е. А. Экология паразитов гольяна обыкновенного и их сообществ в условиях малых рек бассейна Вычегды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2005. 22 с.

Данилов Н. Н., Шварц С. С. О биологических макросистемах // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 33, № 6. С. 126—145.

Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л.: Учпедгиз, 1947. 372 с.

Доровских Г. Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2002. 50 с.

Доровских Г. Н. Компонентные сообщества паразитов пескаря (*Gobio gobio*) из бассейнов рек Северная Двина и Мезень // Паразитология. 2005. Т. 39, вып. 3. С. 221—236.

Доровских Г. Н., Голикова Е. А. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов гольяна речного *Phoxinus phoxinus* (L.) // Паразитология. 2004. Т. 38, вып. 5. С. 413—425.

Жирмунский А. В., Кузьмин В. И. Критические уровни в развитии природных систем. Л.: Наука, 1990. 223 с.

Жохов Е. А. Сезонная динамика структуры сообщества кишечных гельминтов язя (*Leuciscus idus* L.) в Рыбинском водохранилище // Экология. 2003. № 6. С. 454—458.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.

Несис К. Н. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977. Т. 2. С. 5—13.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР / Под ред. О. Н. Бауера. Л.: Наука, 1987. Т. 3. 583 с.

Павловский Е. Н. Организм как среда обитания // Природа. 1934. № 1. С. 80—91.

Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1999. 50 с.

Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Азии. Л.: Изд-во АН СССР, 1984. 155 с.

Русинек О. Т. Паразиты рыб озера Байкал: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 48 с.

Скрябин К. И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М.: Изд-во МГУ, 1928. 45 с.

Holmes J. C. Effects of concurrent infections on Hymenolepis diminuta (Cestoda) and Moniliformis dubius (Acanthocephala). I. General effects and comparision with crowding // Journ. Parasitol. 1961. Vol. 47. P. 209—216.

Holmes J. C., Price P. W. Communities of parasites // Community ecology: patterns and processes. Blackwell Scientific. Oxford, England. 1986. P. 186—213.

COMPONENT COMMUNITIES OF PARASITES IN THE GRAYLING THYMALLUS THYMALLUS (L.) (SALMONIFORMES, THYMALLIDAE) AND THE MINNOW PHOXINUS PHOXINUS (L.) (CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE) FROM THE PECHORA RIVER

G. N. Dorovskikh, V. G. Stepanov, A. V. Vostrikova

Key words: fish parasites, component community, *Thymallus thymallus*, *Phoxinus phoxinus*.

SUMMARY

Component communities of parasites of *Thymallus thymallus* and *Phoxinus phoxinus* are described. The communities differ in the number of species and in the number of dominate species, which is one in *P. phoxinus* and usually two in *T. thymallus*. In the first case the dominate species is allogenic, while in the second case dominate species are autogenic. Values of the species diversity indexes are also different for these communities. The differences between parasite communities of *T. thymallus* and *P. phoxinus* underline positions of these hosts in hydrobiocenose. Species specialists take first place in the parasite communities both of the hosts, that is characteristic for the parasite communities of the fishes from the boreal submountain faunistic complex. Parasite communities in both of the hosts consist of three groups of species discriminated by the ratio of their biomasses, that suggests forming of the groups by a coordination of the species biomasses.